

MODÈLE MATHÉMATIQUE ALÉATOIRE ET SIMULATION DE LA CROISSANCE ET DE L'ARCHITECTURE DU CAFÉIER ROBUSTA

1^{re} partie

Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs

Ph. de REFFYE

Division de génétique, Centre de recherches de l'IFCC en Côte d'Ivoire *

INTRODUCTION

L'analyse de l'architecture des arbres est une science relativement récente, qui a débuté réellement avec le concept du « Modèle architectural », créé par les botanistes Hallé et Oldeman (1970.) Le modèle architectural caractérise la stratégie de la croissance de l'arbre au cours de sa morphogenèse. Il est l'expression du déroulement d'un programme génétique.

La formulation botanique de l'architecture d'un modèle avec ses séquences répétitives, dans les ordres successifs de la ramification, suggère une approche mathématique complémentaire, qui permettrait alors d'en faire un outil applicable en amélioration des plantes. L'architecture d'une plante est en effet une composante importante dans l'équation du rendement.

Les principales recherches mathématiques sur le sujet concernent le niveau cellulaire. Les méthodes de la cybernétique appliquée à la différenciation cellulaire permettent de contrôler à la fois la croissance et la division des cellules méristématiques : Lindenmayer (1976), Luck (1979), Rouanne (1977).

L'approche directe de la morphologie d'une plante a été beaucoup moins développée : Fisher (1977), Honda (1978), Bell (1977).

Celle-ci nécessite l'emploi d'un ordinateur, qui seul peut effectuer le grand nombre d'opérations d'ordre géométrique, qui régissent le développement d'une plante en trois dimensions. L'ordinateur contrôle l'exécution du dessin de l'arbre par l'intermédiaire d'un traceur, selon le déroulement d'un programme informatique, qui n'est autre que la traduction du programme génétique du modèle.

Le présent travail essaye de se rapprocher encore davantage de la réalité en construisant la plante à partir du fonctionnement de ses méristèmes.

Or ces méristèmes ne peuvent être qu'en trois états :

- en état de dormance,
- en état de croissance,
- en état de mortalité.

Le caractère aléatoire manifeste de ces trois états, pour un méristème donné, amène à les caractériser chacun par une probabilité. Mais ces probabilités sont elles-mêmes évolutives au cours de la croissance de la plante. Il convient donc de doter celle-ci d'une horloge interne caractérisant l'état du déve-

* IFCC, 01 B. P. 1827, Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

loppement. Cette horloge, dont la marche n'est pas forcément régulière en fonction du temps, permet de faire fonctionner tous les méristèmes simultanément selon leurs lois de probabilités, avec des rythmes de croissance qui peuvent être différents.

Vu sous l'angle des processus stochastiques, le fonctionnement d'un méristème est équivalent à une série de tests qui contrôlent le déroulement de la dormance, de la croissance et de la mortalité.

Un premier modèle mathématique de base de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta a été établi en 1976 (de Reffye-Snoeck). Celui-ci a été construit d'après une étude cinétique de la croissance en champ des tiges et des rameaux en Côte d'Ivoire pour une durée de sept ans. L'intérêt de ce modèle est de montrer la part importante de la croissance et de l'architecture dans l'équation du rendement. On a une vision moyenne de la plante à un âge donné, ce qui permet de calculer les grandes caractéristiques (nombre d'étages, nombre d'entre-nœuds fructifères, de feuilles, etc...). Cependant, ce modèle demeure rudimentaire à plus d'un titre et, s'il suffit pour l'agronome, il ne saurait contenter le botaniste.

Par exemple, on confond dans une classe les rameaux vivants et morts dans le calcul de la moyenne du nombre d'entre-nœuds formés ; les ramifications secondaires (même si elles sont peu importantes chez le Robusta) ne sont pas prises en considération. Mais surtout l'irrégularité constatée dans le fonctionnement des méristèmes, qui amène

une variabilité notable dans l'architecture d'un clone, n'est pas prise en compte. Or il y a autant à apprendre des irrégularités dans le fonctionnement d'un méristème que de son fonctionnement moyen. Le modèle cinétique comporte donc une impasse importante. C'est pourquoi une étude complémentaire a été entreprise après l'établissement du modèle de base, pour combler les lacunes que celui-ci avait justement mises en évidence.

Le nouveau modèle de caféier Robusta présenté dans ce travail essaie de se rapprocher le plus possible de la notion de « Modèle architectural » des botanistes (Hallé-Oldeman). Il intègre à la fois les processus aléatoires de croissance des méristèmes avec ses pauses, les processus d'avortement et de ramification, afin de retranscrire la croissance et l'architecture, non seulement en moyenne mais aussi en variabilité.

Un soin particulier a été apporté à la simulation en trois dimensions du modèle obtenu. Elle intègre à la fois les parts aléatoires du fonctionnement des méristèmes, mais aussi les données géométriques (longueurs d'entre-nœud, angles de branchement) et les données mécaniques (élasticité des tiges et des rameaux) (de Reffye, 1976).

Les dessins de caféiers obtenus à partir d'un programme d'ordinateur montrent les progrès réalisés dans l'approche de la réalité botanique de l'architecture de cette plante et laissent espérer la mise en place de méthodes plus fines dans le domaine des applications agronomiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été réalisée sur trois clones de caféier Robusta (n^{os} 126, 182, 197) bien représentés dans les parcelles de l'IFCC en Côte d'Ivoire. Ils sont cultivés sur quatre tiges à une densité moyenne de 1 300 pieds/ha. Les mesures ont été faites dans la phase linéaire de la croissance à l'âge de cinq ans.

Pour les données botaniques, Hallé (1970) classe l'architecture du caféier dans le modèle de Roux.

Le tronc est un monopode orthotrope sur lequel se branchent d'une façon continue à chaque nœud du tronc deux rameaux plagiotropes opposés semblables, à ramification sylleptique (sans dormance) et à croissance monopodiale.

Chaque rameau plagiotrope primaire possède à chaque nœud des méristèmes axillaires de deux natures différentes (Moens, 1961) :

1) Une paire de méristèmes végétatifs secondaires dits « têtes de série », qui peuvent être absents ou

présents d'une façon aléatoire chez le Robusta. Ils donnent naissance à des rameaux secondaires plagiotropes vrais qui poussent le plus souvent dans un plan horizontal avec une ramification sylleptique.

2) Cinq paires de méristèmes génératifs à vocation mixte et qui peuvent évoluer selon les conditions écologiques soit en cimes florales, soit en rameaux secondaires à ramification proleptique (avec dormance), dont l'orientation spatiale est quelconque.

Chez le Robusta, la ramification secondaire n'intervient pas pour plus de 10 % dans l'architecture de l'arbre. Elle est très importante chez l'Arabica.

Les données géométriques (longueur des entre-nœuds, angles de branchement) sont connues depuis le modèle de base de 1976. Il faut noter que l'on observe la « dérive », qui est le phénomène de la

décroissance régulière des longueurs d'entre-nœud de la base au sommet, ainsi qu'une augmentation de l'angle de branchement du sommet vers la base, due à un affaissement de la branche sous la charge en fruit, qui peut aller parfois jusqu'à la rupture.

Les données mécaniques (élasticité des tiges et des rameaux) sont également connues (de Reffye, 1976).

Le modèle mathématique utilisé fait appel aux processus stochastiques. Prenons un grand nombre de méristèmes dont les fonctionnements sont semblables à un âge donné, et sont soumis à des aléas (accroissements, pauses, avortements) avec des seuils de probabilité identiques d'un méristème à l'autre. Le fonctionnement aléatoire de ces méristèmes engendre des tiges, dont le nombre d'entre-nœuds s'étale dans une distribution statistique.

Le problème posé est donc de remonter, à partir des irrégularités architecturales constatées sur un clone, aux processus de croissance qui les ont engendrées.

L'étude du fonctionnement des méristèmes orthotropes et plagiotropes du caféier Robusta comprend trois parties principales :

— Les processus de croissance (probabilité de faire un accroissement ou une pause pour un méristème d'un âge donné).

— Les processus de mort (probabilité d'avorter pour un méristème d'un âge donné).

— Les processus de ramification (probabilité de la levée de dormance d'un méristème secondaire d'un âge donné).

Ces trois parties constituent le modèle mathématique.

La simulation spatiale, c'est-à-dire le tracé de l'arbre selon les lois du modèle mathématique, nécessite en plus l'intégration des données géométriques et mécaniques de l'arbre (la simulation des lois se fait par la méthode de Monte Carlo). Elle a été réalisée à l'aide du micro-ordinateur H. P. 9825 A (15 K RAM), doté des ROM usuels (matriciel, chaîne de caractères...) et relié au traceur H. P. 9862 A, qui permet de dessiner le caféier lors du déroulement du programme qui fait environ 6 K.

Pour les démonstrations mathématiques de certaines formules, on se référera au travail beaucoup plus complet concernant la modélisation de l'architecture des arbres tropicaux (de Reffye, 1979).

ÉTUDE DE LA CIME DU CAFÉIER DANS SA PHASE LINÉAIRE DE CROISSANCE

Rappels du modèle de base (1976)

Les accroissements annuels de la tige peuvent être considérés comme constants entre deux et sept ans. Par exemple, pour le clone Robusta 126, on a sensiblement $N = 1,4 t$, où N est le nombre d'étages (ou d'entre-nœuds) élaborés en fonction du nombre t de mois. Les accroissements des rameaux plagiotropes sont par contre amortis avec leur âge. Tous les rameaux plagiotropes élaborés par le caféier dans la phase linéaire de croissance de la plante sont semblables et ne diffèrent d'un étage à l'autre que par leur décalage d'apparition dans le temps et l'on peut écrire que la longueur N , en entre-nœuds d'un rameau plagiotrope vivant du Robusta 126, vaut en moyenne, en fonction de l'âge t en mois :

$N = 32[1 - \exp(-0,055 t)]$. [Cette équation devient : $N = 24[1 - \exp(-0,089 t)]$, si l'on fait le calcul en intégrant en plus les rameaux morts à croissance nulle comme dans le modèle de base, ce qui n'est plus le cas ici puisqu'on sépare les processus de croissance des processus de mort.]

Ce type de croissance est quasi linéaire à l'origine, puis tend progressivement vers une longueur asymptotique moyenne.

La connaissance et la combinaison de ces deux lois élémentaires permettent de restituer un profil moyen de la cime (fig. 1), qui constitue le modèle de base.

Passage au modèle aléatoire

Le modèle continu n'est vrai que si l'on considère la croissance moyenne d'une population de cimes d'un même clone de caféiers. Si l'on suit par contre la croissance d'une tige ou d'un rameau particulier, on constate que le fonctionnement d'un méristème est discontinu. On observe des alternances entre des pauses et des accroissements, qui se répartissent en apparence d'une façon aléatoire lors de la croissance du méristème, et qui sont la cause évidente de la variabilité architecturale constatée dans la cime du caféier.

Une expérience portant sur deux ans a permis de

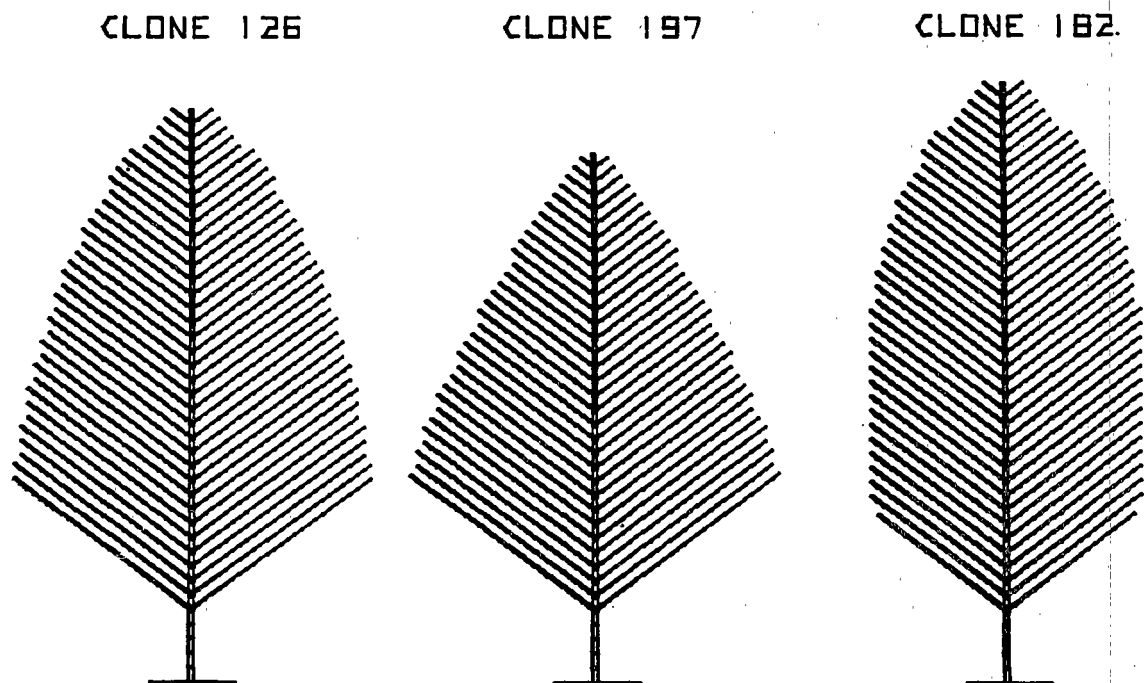


Fig. 1. — Architecture moyenne de trois clones Robusta (dimension 45)

mesurer sur dix cimes les accroissements des tiges et des rameaux. On part, au début des mesures, du sommet de l'arbre que l'on compte comme origine et on suit la croissance de la tige et du rameau adjacent tous les quinze jours en notant les pauses et les accroissements ; la mortalité des rameaux plagiotropes étant intervenue dans cinq cas avant la date limite, on ne conserve finalement que les cinq cimes intactes.

Sur la figure 2, on peut voir la répartition, pour une cime donnée, des pauses (en pointillés) et des accroissements (en traits pleins). Le nombre d'entre-nœuds formés correspond au nombre de traits pleins, chaque graduation représente quinze jours. L'observation porte ici sur sept mois.

Il faut noter que suivant la longueur des intervalles de temps entre les mesures on peut observer une variation dans la distribution des accroissements. Si la période est suffisamment grande, on ne constatera jamais de pause (accroissement nul) et si elle est suffisamment courte, il n'y aura jamais plus d'un accroissement.

Pendant les deux années d'observation, pour une période de mesure de quinze jours, on a constaté la répartition suivante des accroissements pour l'ensemble des cinq tiges :

Nbre de 0 (pause) $X = 0$	1 accroissement $X = 1$	2 accroissements $X = 2$	Moyenne $\bar{X} = 0,69$
82	131	12	Variance $V = 0,32$

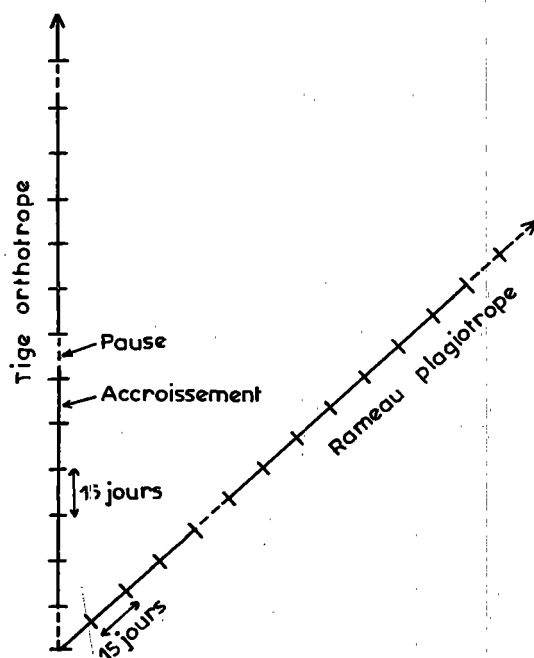


Fig. 2. — Evolution de la croissance d'une cime de caféier sur sept mois par période de quinze jours (pour le clone Robusta 126)

Un petit nombre de fois, on a observé deux accroissements successifs. Ceux-ci sont dus la plupart du temps à un chevauchement des mesures et sont fréquemment, en conséquence, précédés ou suivis d'une pause (10 fois sur 12). Il ne s'agit donc pas d'un changement de rythme de fonctionnement.

Un cas classique en théorie des probabilités est le processus de la loi de Poisson. Lorsque l'on observe la loi d'arrivée d'un événement dans un laps de temps donné, celle-ci se distribue selon une loi de Poisson, si les temps qui séparent les arrivées se distribuent selon une loi exponentielle. Dans ce système, deux arrivées peuvent être très proches.

Il n'en est pas de même pour le fonctionnement du méristème terminal de la tige du caféier. En effet, on constate que la moyenne des accroissements est $\bar{X} = 0,69$ tous les quinze jours et la variance $V = 0,32$. Cette variance est nettement inférieure à la moyenne, alors qu'elle devrait lui être égale dans un processus de Poisson, quelle que soit la longueur de l'intervalle de temps choisi pour effectuer les mesures. Cela est dû au fait que l'intervalle de temps qui sépare deux accroissements successifs ne saurait être soumis à la loi exponentielle.

En effet, l'élaboration d'un nouvel entre-nœud nécessite pour le méristème un temps biologique minimal. Ce temps minimal étant incompressible, il confère un rythme de base au fonctionnement. Si l'on observe la croissance sur une durée T pour un rythme de base t , il y aura donc au maximum $n = T/t$ entre-nœuds. L'origine des pauses constatées dans le fonctionnement peut avoir, théoriquement, plusieurs origines. La première est écologique ; il est évident que la croissance s'arrête quand les conditions climatiques sont mauvaises par exemple ; dans ce cas, c'est l'ensemble des arbres d'une parcelle qui est touché, et l'on doit observer une corrélation entre les accroissements et les pauses des tiges des différents pieds. La deuxième est d'ordre physiologique et correspond à une probabilité de fonctionnement du méristème, qui répartit au hasard accroissements et pauses avec une fréquence caractéristique.

ÉTUDE DES DIFFÉRENTS COUPLAGES ENTRE LES ACCROISSEMENTS ET LES PAUSES DES MÉRISTÈMES DANS LA CIME DU CAFÉIER

Définition du couplage entre deux événements

Appelons PA la probabilité de réussite de l'événement A , et PB la probabilité de réussite de l'événement B . Supposons $PA > PB$. Appelons r le couplage entre A et B , c'est-à-dire la probabilité d'avoir A et B liés totalement dans leurs réalisations ; les probabilités d'avoir les différentes combinaisons possibles s'écrivent alors :

$$\begin{aligned} P(A \text{ et } B) &= r PB + (1 - r) PA PB \\ P(\text{non } (A \text{ et } B)) &= r(1 - PA) + (1 - r)(1 - PA)(1 - PB) \\ P(A \text{ non } B) &= PA - r PB - (1 - r) PA PB \\ P(B \text{ non } A) &= (1 - r) PB(1 - PA). \end{aligned}$$

Si $r = 0$, on se trouve dans le cas d'indépendance avec :

$$\begin{aligned} P(A \text{ et } B) &= PA PB \\ P(A \text{ non } B) &= PA(1 - PB) \\ P(B \text{ non } A) &= PB(1 - PA) \\ P(\text{non } (A \text{ et } B)) &= (1 - PA)(1 - PB). \end{aligned}$$

Si $r = 1$, on a :

$$P(A \text{ et } B) = PB.$$

(En effet, puisque $PB < PA$, tous les événements B sont couplés avec A , mais la réciproque n'est pas vraie.)

$$\begin{aligned} P(A \text{ non } B) &= PA - PB \\ P(B \text{ non } A) &= 0 \\ P(\text{non } (A \text{ et } B)) &= 1 - PA. \end{aligned}$$

Notons que si $PA = PB$, le couplage r équivaut à la valeur du coefficient de corrélation entre A et B .

Etude du couplage entre les accroissements des tiges (clone Robusta 126)

Le tableau suivant montre les corrélations entre les accroissements des cinq tiges observées pendant deux ans.

Tiges	1	2	3	4	5
1	1	0,57	0,33	0,20	0,29
2		1	0,49	0,35	0,38
3			1	0,31	0,34
4				1	0,30
5					1

Seuil de signification, $r = 0,29$.

Les tiges pouvant être considérées comme

semblables (la suite le démontre) et la croissance étant linéaire, la probabilité de faire un accroissement, pendant un laps de temps donné, est la même pour toutes les tiges sur toute la période d'observation.

Dans ce cas, le coefficient de corrélation est égal au taux de couplage. Le tableau précédent montre que neuf couplages sur dix sont significatifs. En arrondissant à un couplage moyen de $r = 0,4$, on peut donc déduire que les accroissements et les pauses des tiges de caféiers situés dans une même parcelle sont liés totalement dans 40 % des cas, et distribués au hasard dans 60 % des cas. Ceci met en évidence la part écologique et la part génétique dans le fonctionnement des méristèmes orthotropes.

Etude des couplages entre les accroissements des rameaux plagiotropes

La croissance de type amortie des rameaux plagiotropes fait qu'il y a une répartition des accroissements et des pauses qui ne se distribue pas au hasard. Le pourcentage de pauses augmente avec l'âge du méristème, ce qui fait que pour un couplage nul, on observe une corrélation résiduelle de $r = 0,2$.

Les simulations montrent que l'on a approximativement :

$$\text{Couplage} = \text{Corrélation} - 0,2.$$

Le tableau suivant donne les taux de couplage entre les différents rameaux plagiotropes des cinq cimes, calculés à partir des corrélations observées.

Rameau	1	2	3	4	5
1	1	0,01	0,05	0,02	0,08
2		1	0,17	0,05	0,01
3			1	—0,16	0,24
4				1	0,11
5					1

On observe donc une indépendance totale dans la croissance des différents rameaux appartenant aux différentes tiges. Le couplage entre tiges n'implique donc pas le couplage des rameaux.

Etude du couplage entre les accroissements d'une tige et d'un rameau appartenant à une même cime

Les croissances différentes affectant le méristème

orthotrope (linéaire) et le méristème plagiotrope (amortie) font que pour un couplage de 1 on observe dans le cas présent une corrélation maximale de 0,75.

Les simulations montrent que l'on peut écrire approximativement :

$$\text{Couplage} = \frac{\text{Corrélation}}{0,75}.$$

Le tableau suivant donne les couplages entre tige et rameau pour les cinq cimes, calculés à partir des corrélations observées.

Cime	1	2	3	4	5
Couplage tige rameau	0,21	0,11	0,27	0,25	0,19

Le seuil de signification étant 0,29, on voit que les couplages ne sont pas significatifs. De même, on verra par la suite que pour un étage donné d'une cime, les deux rameaux plagiotropes opposés ont des croissances indépendantes. Ce qui fait que l'on aboutit au « paradoxe apparent de la cime », qui montre que deux arbres d'une parcelle ont des croissances corrélées, alors que les branches d'un même arbre ont des croissances quasi indépendantes !

Cette situation est très logique, car il existe une forme génétique certaine idéale de la cime, et l'on mesure en fait les écarts aléatoires d'une cime donnée par rapport à la cime idéale. Ceci revient à dire que les relations entre méristèmes d'une cime sont indépendantes des conditions écologiques, alors que le développement général de l'arbre y est pleinement soumis.

La forme de l'architecture est donc sous contrôle génétique, alors que son développement est sous contrôle écologique. Ceci est d'ailleurs une vérification quantitative de la notion du modèle architectural d'Hallé et Oldeman.

L'analyse des accroissements d'une des tiges suivies nous montre la répartition observée de quinze jours en quinze jours entre les pauses et les accroissements :

Répartition des pauses et des accroissements d'une tige de caféier (période de mesure = 15 jours)	
0, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 0, 1, 1, 1, 1, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 0, 1, 0, 1, 0, 1, 1, 1, 1, 0, 0, 0, 0, 1, 1,	

La répartition des accroissements et des pauses semble parfaitement aléatoire. Elle est en fait pseudo-aléatoire, car ces suites sont corrélées à 40 % pour des tiges différentes et le climat modifie donc par endroit la répartition des accroissements et des pauses.

Cependant, de la même façon que les suites des nombres au hasard pseudo-aléatoires (générés par la méthode des congruences par exemple) ont les caractères des nombres au hasard purs, on peut considérer que les accroissements et les pauses constatés pour une tige ont des propriétés pseudo-aléatoires, qui sont semblables à celles du pur hasard. Ceci est dû au fait que le climat tropical humide de la Côte d'Ivoire est très tamponné, et que les alternances entre les deux saisons sèches et humides de la Côte d'Ivoire ne sont pas suffisamment régulières et marquées pour perturber la régularité de la croissance d'une tige donnée d'une façon notable.

L'effet des variations climatiques n'est vraiment visible que par le calcul des corrélations des accroissements entre tiges.

Si la croissance de la tige est de type linéaire en moyenne, on sait que celle des rameaux plagiotropes est de type amorti. Ce qui signifie que le nombre des accroissements diminue avec l'âge du méristème. Le nombre moyen d'entre-nœuds vivants N formés est, en fonction de l'âge t en mois : $N = N_0 [1 - \exp(-at)]$. N_0 étant une valeur asymptotique, la vitesse de croissance à l'origine est : $dN/dt = aN_0$.

La question qui se pose alors est de savoir si la diminution de la croissance provient d'un ralentissement du rythme de croissance (le temps minimal nécessaire pour élaborer un entre-nœud s'allonge), ou bien d'une augmentation de la probabilité d'avoir une pause. Dans ce dernier cas le rythme interne du bourgeon demeure inchangé.

Examinons la croissance d'un des cinq rameaux suivis (relevés d'accroissements tous les quinze jours).

Relevé des accroissements et des pauses d'un rameau
pour une période de mesure de 15 jours

1, 1, 1, 1, 1, 0, 1, 1, 1, 0, 1, 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 1, 0,
1, 0, 1, 0, 0, 1, 1, 0, 0, 0, 0, 1, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 2, 0,

On s'aperçoit sur cet exemple que le nombre

de pauses augmente avec l'âge pour le rameau. On voit que l'avant-dernière mesure donne deux accroissements (chevauchement de mesures) pour une période de quinze jours, ce qui atteste que la vitesse de croissance est inchangée lorsque le rameau est vieux. Ce fait est constatable également sur les autres rameaux. On peut donc dire que c'est la probabilité de la formation d'un entre-nœud qui est abaissée et non le rythme interne de croissance potentiel. Ceci est déterminant dans le choix d'un modèle aléatoire pour représenter correctement la croissance.

Des faits expérimentaux qui précèdent, il résulte que l'architecture de la cime du caféier a une structure propre qui ne dépend pas de sa vitesse de croissance. Lorsque cette vitesse est nulle, tous les méristèmes sont en pause (ce peut être le cas dans une période climatique défavorable et suffisamment longue). Lorsque la croissance reprend, les méristèmes ont des accroissements et des pauses qui se distribuent au hasard. Seules ces « pauses de croissance » introduiront une variabilité aléatoire dans la cime, la fréquence de ces pauses étant par rapport aux accroissements une donnée purement génétique. Ce fait important montre que l'architecture d'une cime de caféier ne dépend pas du temps, mais du nombre de tests d'accroissements subis par les méristèmes.

Lorsque les conditions écologiques sont défavorables, ces tests de croissance ne se produisent pas et toute la plante demeure bloquée. Notons que dans les conditions de climat tropical humide de la Côte d'Ivoire, on peut considérer que les tests d'accroissements se produisent rythmiquement, comme on l'a vu, mais le raisonnement tiendrait sans doute pour un cas arythmique.

Remarque : les valeurs des couplages trouvés sont sans doute dépendantes de l'intervalle de temps choisi pour effectuer les mesures. Cependant, si les couplages réels étaient nuls, ils le resteraient quel que soit le découpage du temps. On peut dire ici que l'ordre de grandeur des couplages observés est correct, car la périodicité des mesures des accroissements est comparable au rythme de croissance des méristèmes.

NOTION DE DIMENSION ET D'ACTIVITÉ DES MÉRISTÈMES

Prenons une population de méristèmes tous identiques à mortalité supposée nulle (par exemple de jeunes boutures d'un clone). Ces méristèmes fonctionnent en formant des entre-nœuds. Partons d'un stade initial homogène et faisons croître la population. Nous allons obtenir une population de tiges.

Du fait du hasard, cette population se caractérisera à un stade donné, par une distribution du nombre d'entre-nœuds formés par tige. Elle sera caractérisée par une taille moyenne et une variance.

Si l'on effectue des mesures du nombre d'entre-nœuds par tige, au cours de différents stades succes-

sifs, on obtiendra une série de couples moyenne-variance. Portons en ordonnée la variance et en abscisse la taille moyenne, nous obtenons alors une courbe qui lie ces deux paramètres d'une façon évolutive.

Réciproquement : soit une courbe liant la variance et la taille d'une population, strictement croissante. Est-il possible d'en caractériser le fonctionnement ? Nous allons montrer qu'il est possible de le faire à l'aide de processus stochastiques.

Appelons b_1 la probabilité de faire le premier entre-nœud. S'il se forme, il sera dit réel. S'il ne se forme pas (avec la probabilité $1 - b_1$), il sera dit virtuel et nous compterons une unité de « dimension ». Répétons le même processus jusqu'à la dimension N . $b(N)$ est la probabilité de faire un entre-nœud à la dimension N .

La tige apparaît alors comme une succession d'entre-nœuds, réels et virtuels (fig. 2). La dimension « apparente », qui est la seule visible, correspond à la soudure et à la somme de tous les entre-nœuds réels. Nous l'appellerons toujours la « taille ». Le nom « dimension » désignera désormais la sommation des entre-nœuds réels et virtuels formés par le méristème. Naturellement, seule la taille est directement mesurable.

Notons que les accroissements successifs peuvent être (dans le cas le plus simple) indépendants les uns des autres ou bien dépendants dans le cas général. Nous désignerons l'activité du méristème comme étant la probabilité $b(N)$ de faire un entre-nœud à la dimension N .

Calcul de la taille et de la variance d'une population de tiges, dont les méristèmes ont des accroissements indépendants

Nous prenons comme hypothèse que les méristèmes ont tous la même dimension N et la même activité $b(N)$; dans ce cas, la taille moyenne de la population sera :

$$X = \sum_{i=1}^N b(i)$$

et la variance :

$$V = \sum_{i=1}^N b(i) (1 - b(i)).$$

On obtient la probabilité $P(k)$ d'avoir la taille K en développant la fonction génératrice du processus :

$$G(s) = \sum_{i=1}^N P(i) s^i = \prod_{i=1}^N (1 - b(i) + sb(i)).$$

En faisant l'approximation de la somme d'une série avec une intégrale, on peut écrire encore :

$$X = \int b(N) dN \quad V = \int b(N) (1 - b(N)) dN.$$

On tire facilement de ces relations :

$$b(N) = 1 - \frac{dV}{dX} \quad dN = \frac{dX}{1 - dV/dX}.$$

Supposons donc que nous ayons constaté expérimentalement que la courbe qui lie la variance V à la moyenne X puisse s'écrire $V = f(X)$.

On peut alors facilement calculer la dimension de la population et l'activité de ses méristèmes à la taille X . En effet, on aura :

$$N = \int_0^X \frac{dX}{1 - f'(x)} \quad \text{et} \quad b(N) = 1 - f'(x).$$

Nous avons donc établi une relation d'équivalence entre les couples « taille-variance » des tiges et les couples « dimension-activité » des méristèmes.

Etude de deux types de croissance élémentaire

La croissance linéaire

Supposons que l'activité des méristèmes soit constante avec $b(N) = b$. Dans ce cas, nous aurons à la dimension N :

$$X = Nb \\ V = Nb(1 - b).$$

La liaison entre la taille et la moyenne est donc linéaire et l'on tire :

$$V = (1 - b) X.$$

Réciproquement : supposons que la liaison observée s'écrive :

$$V = CX$$

on aura donc l'activité par

$$b = 1 - C$$

et la dimension par

$$N = \frac{X}{1 - C}$$

Remarquons que la distribution de la taille des tiges se fait suivant la loi binômiale $B(N, b)$ — la probabilité de tirer la taille Y est pour une tige :

$$P(Y) = C_N^Y b^Y (1 - b)^{N-Y}.$$

Remarquons encore que si l'on descend du sommet de la tige jusqu'au k -ième entre-nœud, la différence de dimension entre l'apex et l'entre-nœud K varie selon une loi binômiale négative, dont la dimension moyenne sera :

$$N = K/b$$

et la variance

$$V = \frac{K(1 - b)}{b^2}.$$

La probabilité d'avoir la dimension $Y + K$ étant

$$P(Y) = C_{K+Y-1}^Y b^K (1 - b)^Y.$$

La croissance amortie

Supposons que l'activité s'amortisse de façon exponentielle avec la dimension N , nous aurons :

$$b(N) = b^N.$$

Les espérances de la taille et de la variance seront :

$$X = \sum_1^N b^i \quad \text{et} \quad V = \sum_1^N b^i (1 - b^i).$$

Soit

$$X = \frac{b(1 - b^N)}{1 - b}$$

$$V = \frac{b(1 - b^N)}{1 - b} - \frac{b^2(1 - b^{2N})}{1 - b^2}.$$

Notons que la taille et la variance tendent vers des valeurs finies ; si N s'accroît indéfiniment :

$$X \rightarrow \frac{b}{1 - b} \quad \text{et} \quad V \rightarrow \frac{b}{1 - b^2}.$$

En éliminant b^N des équations précédentes, on établit la liaison entre la moyenne et la variance qui est quadratique :

$$V = \frac{1 - b}{1 + b} (X + X^2).$$

Réciproquement

Si l'on constate une liaison de type $V = C(X + X^2)$, on établit facilement les valeurs de l'amortissement et de la dimension des méristèmes :

$$b = \frac{1 - C}{1 + C}$$

$$N = \frac{\text{Log}(1 - X(1 - b)/b)}{\text{Log } b}$$

$$b(N) = b^N.$$

Ces deux cas particuliers se retrouveront notablement dans la croissance du caféier Robusta.

Etude du couplage entre méristèmes

Supposons que l'activité des méristèmes d'une population soit b . La probabilité pour que deux méristèmes aient des accroissements simultanés est b^2 . Si l'on impose un couplage forcé, les accroissements simultanés se font alors avec la probabilité b . Si ce couplage intervient avec une probabilité r , la probabilité d'avoir des accroissements simultanés pour deux tiges est $rb + (1 - r)b^2$.

Pour N accroissements, la variance observée dans la population est :

$$V_r = (1 - r)Nb(1 - b).$$

Si le couplage est nul, on a $V_0 = Nb(1 - b)$.

On voit donc que $V_r = (1 - r)V_0$.

Notons que le couplage a dans ce cas la même valeur numérique que le coefficient de corrélation constaté entre les accroissements de deux tiges.

Définition du couplage entre les accroissements et les pauses d'un même méristème

L'activité d'un méristème étant b et la dimension N , supposons que le dernier accroissement ou la dernière pause induisent avec une probabilité r une réalisation identique à l'unité de dimension suivante :

Si $r = 0$, on a indépendance entre accroissements successifs et $X_0 = Nb$ et $V_0 = Nb(1 - b)$, la distribution des tiges est binômiale.

Si $r = 1$, on a un couplage total. Les tiges sont de longueur N en proportion b et de longueur nulle en proportion $1 - b$.

On démontre que si $r < 1$ et N assez grand, on a :

$$X_r = Nb \quad \text{et} \quad V_r \simeq \frac{1 + r}{1 - r} \times V_0.$$

Le couplage entre accroissements augmente considérablement la variance de la population, ainsi pour un couplage de 0,2 la variance augmente de 50 % !

ÉTUDE DE LA CROISSANCE LINÉAIRE ET CONTINUE DES TIGES ORTHOTROPES DU CAFÉIER (CLONE ROBUSTA 126)

Le tableau I donne les relevés du cumul des accroissements en entre-nœuds observés tous les deux mois et demi pour les cinq tiges ; l'unité de temps est le mois.

T1	T2	T3	T4	T5	Moyenne X =	Variance V =	Mois t =
0	0	0	0	0	0	0	0
3	4	4	4	4	3,8	0,2	2,5
7	7	7	8	7	7,2	0,2	5
11	10	11	12	11	11	0,5	7,5
16	14	14	14	16	14,8	1,2	10
21	19	20	19	20	19,8	0,7	12,5
25	23	23	23	25	23,8	1,2	15
27	25	25	24	26	25,4	1,3	17,5
31	28	28	26	30	28,6	3,8	20
33	31	30	29	32	31	2,5	22,5

On observe une double liaison linéaire de la moyenne du nombre d'entre-nœuds formés, d'une part avec la variance et d'autre part avec l'âge des tiges.

La liaison moyenne-variance s'écrit :

$$V = 0,076 X \quad (r = 0,83) \quad (\text{fig. 3}).$$

La liaison moyenne-âge s'écrit :

$$X = 1,45 t \quad (r = 0,99) \quad (\text{fig. 4}).$$

La première liaison indique que la croissance est linéaire, car la variance et la moyenne sont liées linéairement.

On a (compte tenu de l'étude de la croissance linéaire) l'activité des méristèmes orthotropes par :

$$b = 1 - 0,076 = 0,92$$

la dimension de ces méristèmes étant :

$$N = \frac{31}{0,92} = 34.$$

Cependant, il s'agit d'une activité et d'une dimension apparente, car on a vu qu'il existe un couplage $r = 0,4$ entre les accroissements. Les variances observées sont donc à diviser par $(1 - r)$.

L'activité réelle est alors :

$$b = 1 - \frac{0,076}{0,6} = 0,87$$

et la dimension réelle :

$$N = \frac{31}{0,87} = 35.$$

On voit que la correction effectuée affecte peu les valeurs calculées.

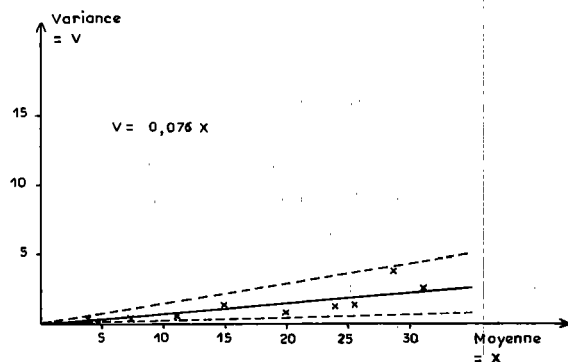


Fig. 3. — Etude de la liaison entre la moyenne et la variance du nombre d'entre-nœuds formés pendant la croissance des tiges orthotropes (pour le clone Robusta 126)

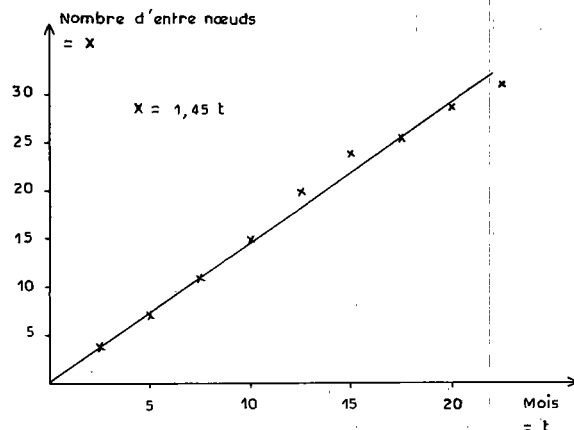


Fig. 4. — Etude du nombre d'entre-nœuds orthotropes formés en fonction du temps (pour le clone Robusta 126)

Les tiges ont donc subi trente-cinq tests de croissance avec un taux de réussite de 0,87 pendant la période suivie. Le rythme interne de croissance de méristèmes orthotropes est par suite $35/22,5 = 1,5$ unité de dimension par mois.

La valeur élevée de l'activité trouvée $b = 0,87$ supprime la possibilité d'un couplage significatif entre accroissements successifs.

La deuxième liaison linéaire entre la taille des tiges et le temps montre que la croissance est continue dans les conditions climatiques de l'expérience. A notre avis, cette deuxième liaison est indépendante de la première et l'on pourrait théoriquement avoir une liaison linéaire (moyenne, variance) et une croissance discontinue (par palier) en fonction du temps.

La croissance des tiges orthotropes de caféiers est donc ici linéaire et continue.

Notons pour terminer que la période de mesure des accroissements (quinze jours) n'était pas bien

adaptée au rythme des tiges (1,5 unité de dimension/mois).

ÉTUDE DE LA CROISSANCE AMORTIE ET CONTINUE DES RAMEAUX PLAGIOTROPES DU CAFÉIER (CLONE ROBUSTA 126)

Le tableau II donne les relevés du cumul des accroissements en entre-nœuds tous les deux mois et demi pour les cinq rameaux suivis.

TABLEAU II
Cumul des accroissements en entre-nœuds

P1	P2	P3	P4	P5	Moyenne X =	Variance V =	Mois T =
0	0	0	0	0	0	0	0
5	6	5	5	5	5,2	0,2	2,5
9	9	9	9	9	9	0	5
12	10	10	11	13	11,2	1,7	7,5
14	13	13	14	16	14	1,5	10
18	17	17	18	22	18,4	4,3	12,5
19	19	17	20	24	19,8	6,7	15
23	22	17	23	27	22,4	12,8	20
25	23	17	25	27	23,4	14,8	22,5

On observe une liaison quadratique entre la variance V et la moyenne X (fig. 5).

Pour tamponner les écarts à la variance dus à la petitesse de l'échantillonnage, on fait la régression linéaire sur l'écart-type :

$$\sqrt{V} = k \sqrt{(X + X^2)}$$

qui donne $k = 0,129$ ($R = 0,93$).

On a par suite

$$V = 0,0166 (X + X^2).$$

La valeur de l'amortissement vaut donc théoriquement :

$$b = \frac{(1 - 0,0166)}{(1 + 0,0166)} = 0,967.$$

L'asymptote théorique de la taille moyenne est

$$X_0 = \frac{0,967}{1 - 0,967} = 29.$$

La dimension des méristèmes plagiotropes est en conséquence au bout de vingt-deux mois et demi :

$$N = \text{Log} \left(1 - 23,4 \frac{(1 - 0,967)}{0,967} \right) / \text{Log}(0,967) = 47,$$

l'activité des méristèmes étant à cet âge :

$$b(N) = (0,967)^{47} = 0,2$$

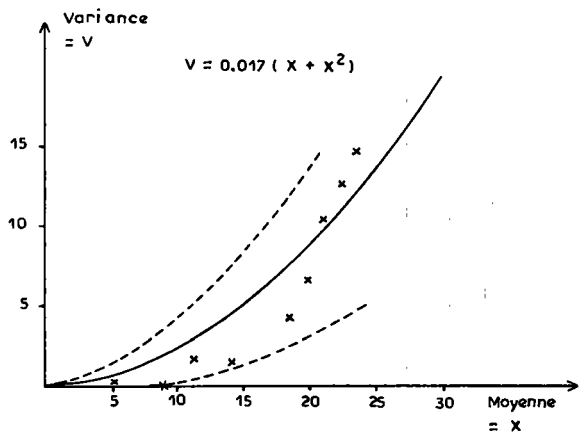


Fig. 5. — Etude de la liaison entre la moyenne et la variance du nombre d'entre-nœuds formés pendant la croissance des rameaux plagiotropes (pour le clone Robusta 126)

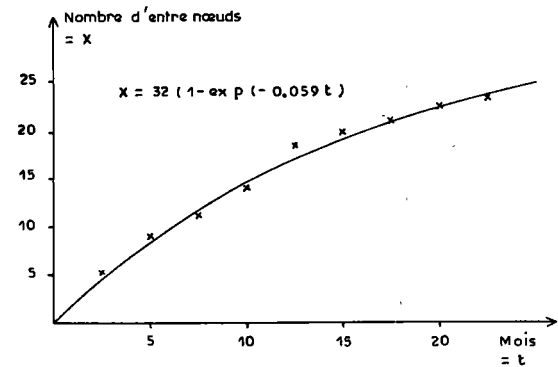


Fig. 6. — Etude du nombre d'entre-nœuds plagiotropes formés en fonction du temps (pour le clone Robusta 126)

alors qu'au début elle valait $b(1) = 0,967$.

Le rythme interne mensuel est donc :

$47/22,5 = 2$ unités de dimension par mois, soit un test d'accroissement tous les quinze jours.

Ce fait montre que l'intervalle d'observation choisi était bien adapté à la croissance des rameaux.

La liaison entre la taille moyenne X en entre-nœuds et le temps en mois t s'écrit :

$$X = 32(1 - \exp(-0,059 t)) \quad (r = 0,99) \quad (\text{fig. 6}).$$

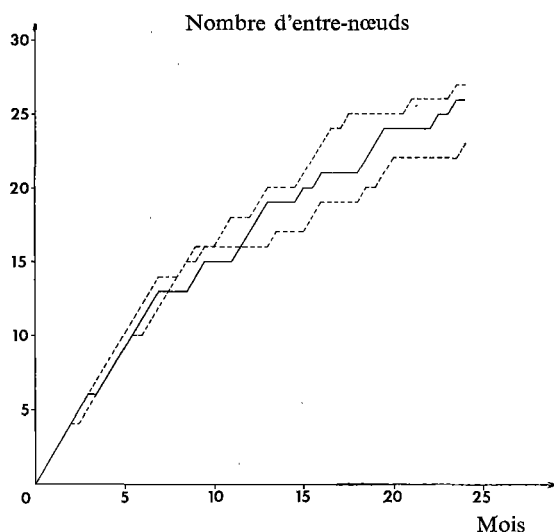


Fig. 7. — Interpolation de la croissance observée en entre-nœuds d'un rameau plagiotrope entre 2 simulations au hasard (Robusta 126)

On voit que la croissance des rameaux est continue comme celle des tiges, l'amortissement de l'activité faisant décroître uniformément la vitesse de croissance.

Le fait que le rythme soit d'une unité de dimension par quinze jours permet de simuler la croissance aléatoire d'une branche en fonction du temps. On emploie la méthode de Monte Carlo. On compare un nombre au hasard avec le seuil de l'activité b^N , N étant le nombre d'unités de dimension écoulées. Si ce nombre est inférieur, on aura un accrois-

sement, autrement on aura une pause. La figure 7 montre la croissance aléatoire observée d'un rameau.

Cette croissance est tout à fait comparable à celles fournies par la méthode de simulation.

Liaison entre la dimension des méristèmes et leur âge

Dans le cas du caféier étudié la dimension s'accroît linéairement avec le temps. Ceci est une caractéristique du climat local tropical humide, le rythme étant de 1,5 unité par mois pour les tiges et de deux unités par mois pour les rameaux, le rapport des rythmes du méristème plagiotrope sur le méristème orthotrope valant $2/1,5 = 1,3$.

Remarque

La méthode suivie pour étudier la croissance des tiges et des rameaux permet d'établir le mode de fonctionnement des méristèmes. Cependant, elle est très lourde. Pour avoir une bonne précision sur l'activité des méristèmes, il faut au moins deux cents tiges, qui suivies sur deux ans par intervalles de quinze jours donnent un tableau de 9 600 cases.

Or la notion de dimension mise en évidence permet de calculer très rapidement l'histoire de l'architecture du caféier à partir de l'analyse de la cime. On peut obtenir en quinze jours au lieu de deux ans avec une bien meilleure précision le mode de fonctionnement de la cime du caféier.

RÉSOLUTION DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES PAR LA CIME

Le présent chapitre concerne les plantes possédant une architecture caractérisée par un axe principal, dont le méristème terminal forme des verticilles d'axillaires à démarrage sylleptique. Les modèles de Massart, de Rauh et de Roux répondent bien par exemple à cette définition. Sont exclues les plantes qui n'ont qu'un axillaire par nœud ou des axillaires à démarrage proleptique. En outre on ne s'intéresse ici qu'aux rameaux primaires et on suppose les accroissements indépendants.

Cas des arbres à croissance linéaire pour les tiges et les rameaux

Prenons un arbre dont le méristème orthotrope a une activité P et les méristèmes plagiotropes ont une activité b . On peut supposer dans un premier temps que les unités de dimension sont les mêmes pour la tige et les rameaux (ce qui revient à dire que

les rythmes de croissance sont les mêmes pour l'axe principal et les rameaux).

Calcul de la structure à la dimension N

Supposons que la tige ait m rameaux par verticille et que la ramification soit continue. Les rameaux qui apparaissent à la dimension H pousseront dans la période $N - H$ si N est la dimension de l'arbre. La taille moyenne de ces rameaux sera donc $XH = b(N - H)$.

Le nombre total d'entre-nœuds de la tige sera : $X_0 = NP$ et le nombre total d'entre-nœuds primaires sera :

$$X_1 = mPb \sum_1^N (N - H)$$

soit $X_1 = C_N^2 mbP$.

Calcul des variances des rameaux primaires situés sur un verticille à K entre-nœuds du sommet

Prenons une population d'arbres identiques et de même âge. Si on se place à K entre-nœuds du sommet, nous savons que, comme l'activité P est constante : la dimension varie selon une loi binômiale négative de paramètres K, P.

Ainsi à K entre-nœuds du sommet, il y a un nombre moyen d'unités de dimension :

$$\bar{N} = K/P$$

dont la variance vaut :

$$V_{(N)} = K(1 - P)/P^2.$$

Soit $f(N)$ la probabilité de tirer une dimension N. La longueur des rameaux primaires sera alors Nb et la variance $Nb(1 - b)$ par verticille. Par rapport à la moyenne $\bar{N}b$, la fraction de la population de rameaux de dimension N vaut en variance :

$$V_{(N)} = Nb(1 - b) + (Nb - \bar{N}b)^2.$$

La variance totale vaut donc

$$V = \sum_K^{\infty} f(N) V(N) = Nb(1 - b) (\sum f(N) N) + b^2 (\sum f(N) (N - \bar{N})^2)$$

Or on a

$$\sum f(N) \cdot N = \bar{N} = K/P$$

et

$$\sum f(N) \cdot (N - \bar{N})^2 = \frac{K(1 - P)}{P^2}$$

à K entre-nœuds du sommet la population de rameaux a par conséquent une longueur moyenne :

$$X = (K/P) \cdot b$$

et une variance

$$V = \frac{b(1 - b) K}{P} + \frac{b^2 K(1 - P)}{P^2}.$$

Si maintenant on s'intéresse à la variance des rameaux par verticille, on élimine l'effet de la variation de la dimension à K étages du sommet.

En effet, si l'on tire la dimension N_i avec la fréquence $f(N_i)$, la variance du verticille sera : $V_i = N_i b(1 - b)$ par définition. La variance moyenne intratige pour T tiges sera donc :

$$v = \sum_1^T \frac{N_i \cdot b(1 - b)}{T} = \bar{N} b(1 - b) = \frac{K}{P} b(1 - b).$$

On a ainsi la variance intratige

$$v = \frac{K}{P} b(1 - b).$$

Nous pouvons mesurer effectivement à K entre-nœuds du sommet trois paramètres :

- la longueur moyenne \bar{X} en entre-nœuds des rameaux,
- la variance totale V,
- la variance intratige par verticille v.

Les inconnues étant les activités P et b des méristèmes de la tige et des rameaux, ainsi que la dimension \bar{N} à K entre-nœuds du sommet.

Il faut donc résoudre le système

$$\frac{K}{P} b = \bar{X}$$

$$\frac{K}{P} b(1 - b) = v$$

$$\frac{K}{P} b(1 - b) + \frac{K}{P^2} b^2(1 - P) = V.$$

On tire facilement de ce système :

$$b = \frac{X - v}{X}$$

$$P = 1 - \frac{K(V - v)}{X^2}$$

$$N = \frac{X^2}{X - v}.$$

L'arbre à croissance linéaire peut donc être entièrement résolu par la cime.

Cas des arbres qui ont un rythme de croissance différent pour les tiges et les rameaux

Dans ce cas, les unités de dimension ne sont plus les mêmes. Pendant que le méristème orthotrope s'accroît de N unités de dimension, les méristèmes plagiotropes s'accroissent de wN unités.

$$(w < 1 \text{ ou } w > 1).$$

Les variances des rameaux sont alors perturbées par ce phénomène.

Cas des arbres à activité constante P , b

On a à K entre-nœuds du sommet

$$\bar{X} = wNb$$

$$v = wNb(1 - b)$$

$$V = v + b^2 w^2 K \frac{(1 - P)}{P^2}$$

$$P = K/N.$$

On en tire

$$b = \frac{X - v}{X}; \quad P = 1 - \frac{K(V - v)}{X^2}$$

$$wN = \frac{X^2}{X - v}; \quad N = K/P; \quad w = \frac{wN}{N}.$$

Si w est proche de 1, il faut encore augmenter le nombre de mesures, pour avoir une bonne précision.

Résolution de la cime du caféier

La cime du caféier est plus complexe que le cas précédent. En effet, le méristème orthotrope a un fonctionnement linéaire et continu, qui donne naissance sur chaque nœud à deux rameaux opposés sylleptiques et semblables, dont le fonctionnement est amorti et continu. On suppose pour l'instant qu'il n'y a pas d'avortement des méristèmes.

En appelant N_0 la dimension du méristème orthotrope, P son activité, b l'amortissement du rameau plagiotrope, w le rapport des rythmes de croissance rameau/tige en entre-nœuds, et en gardant les mêmes notations que précédemment, compte tenu qu'il y a deux rameaux par étage, on admettra sans démonstration les résultats suivants :

Nombre moyen d'entre-nœuds formés par la tige :

$$X_0 = N_0 P$$

Nombre total moyen d'entre-nœuds formés par les rameaux :

$$X_1 = \frac{2bP}{1 - b} \frac{(N_0 - 1 - N_0 b^w + b^{wN_0})}{1 - b^w}$$

Soit d'autre part N le nombre d'unités de dimension écoulées entre le sommet et le K -ième étage sous-jacent. On peut mesurer à cet étage K comme précédemment, la moyenne X des rameaux en entre-nœuds, la variance v par étage et la variance totale V de tous les rameaux mélangés.

Des quatre quantités K , X , v , V on peut tirer les égalités suivantes en terme de fonctionnement de méristèmes :

- La longueur moyenne X des rameaux

$$X = \frac{b(1 - b^{wN})}{1 - b}$$

- La variance v intratige (par étage)

$$v = \frac{1 - b}{1 + b} (X + X^2)$$

- La variance totale V des rameaux (tiges mélangées)

$$V = v + (w^2 b^{2(wN+1)}) \times \frac{K(1 - P)}{P^2}$$

On en tire les caractéristiques de fonctionnement de la cime.

- La valeur de l'amortissement des rameaux

$$C = \frac{v}{X + X^2} \quad b = \frac{1 - C}{1 + C}$$

- Le nombre d'unités de dimension des rameaux

$$wN = \text{Log} \left(1 - \frac{(1 - b)}{b} X \right) / \text{Log } b$$

- L'activité des tiges

$$P = 1 - \frac{K(V - v)}{(wNb^{(wN+1)})^2}$$

- Le nombre d'unités de dimension entre le K -ième étage et le sommet

$$N = \frac{K}{P}$$

- Le rapport des rythmes rameau/tige

$$W = wN/N$$

Enfin les arbres ayant plusieurs tiges identiques par pied, on peut calculer la variance moyenne V' à k étages du sommet des rameaux d'une même souche. On montre que l'on peut en déduire le couplage R des tiges d'un même pied par l'égalité :

$$R = \frac{V - V'}{V - v}$$

On a l'inégalité suivante quel que soit R :

$$v \leq V' \leq V.$$

Simulation d'une cime de caféier par la méthode de Monte-Carlo

La simulation du processus de croissance de la cime est une étape indispensable, car elle permet empiriquement de déterminer la taille de l'échantillonnage pour obtenir une précision donnée.

Cas des arbres à activité plagiotrope amortie

L'organigramme n° 8 montre comment on peut simuler la cime d'un caféier par la méthode de Monte-Carlo.

Le tableau III montre les valeurs obtenues pour les variables X, V, v à quinze étages du sommet pour une activité $P = 0,8$, un amortissement $b = 0,97$ et un rapport de rythme $W = 1,5$ pour un échantillon simulé de 2 000 tiges au hasard.

Si on recalcule le fonctionnement de la cime à partir de la moyenne et de la variance on a :

$b = 0,969$	(0,97 théorique)
$P = 0,806$	(0,80 théorique)
$W = 1,536$	(1,50 théorique)

Un échantillon de deux mille cimes donne donc une excellente précision sur les paramètres de fonctionnement. Cependant, la taille de l'échantillon est irréalisable par le fait que sur une parcelle expérimentale, on n'a guère plus de cinq cents tiges d'un même clone en essai comparatif pour le rendement.

La taille de l'échantillon a été fixée pour des raisons de commodité à deux cents cimes.

Si l'on fait des simulations au hasard de douze échantillons de deux cents cimes, pour $K = 15$, $b = 0,97$, $P = 0,7$, $W = 1$, on trouve :

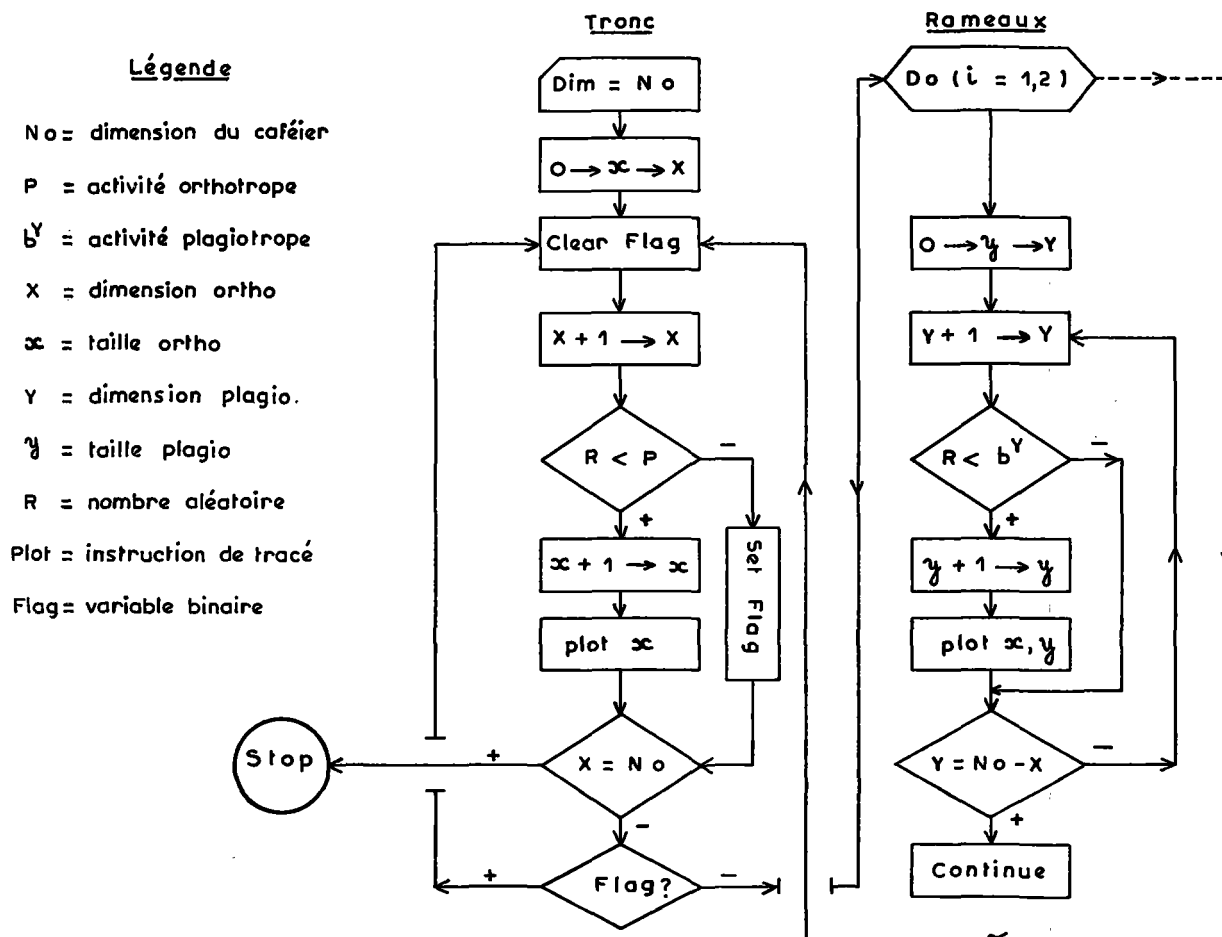


Fig. 8. — Organigramme : tracé d'un caféier aléatoire

TABLEAU III

Valeur de départ	Moyenne X		Variance totale		Variance/étage	
	théorie	simulée	théorie	simulée	théorie	simulée
b = 0,97 P = 0,8 W = 1,5 K = 15	18,605	18,655	7,344	7,383	5,55	5,70

$$\begin{aligned} X &= 15,47 \pm 0,22 & (\text{théorie } 15,5) \\ V &= 6,00 \pm 0,92 & (\text{théorie } 6,4) \\ v &= 3,83 \pm 1,04 & (\text{théorie } 3,89) \end{aligned}$$

Ceci explique les variations dues au hasard des paramètres de fonctionnement.

$$\begin{aligned} P &= 0,72 \pm 0,10 & (\text{théorie } 0,70) \\ b &= 0,97 \pm 0,01 & (\text{théorie } 0,97) \\ W &= 1,02 \pm 0,15 & (\text{théorie } 1) \end{aligned}$$

L'échantillonnage donne une précision de 10 % pour l'activité des tiges, de 1 % pour l'amortissement des rameaux et de 15 % pour les rapports de rythmes.

Application à l'étude numérique du fonctionnement de la cime des clones de caféiers Robusta

L'application de la méthode nécessite la présence de deux rameaux vivants à chaque étage analysé afin de calculer la variance intratige. Or les processus de mortalité des rameaux font que les couples de branches disponibles se raréfient brutalement lorsque l'on dépasse le vingtième étage sous le sommet. Ainsi, à trente étages du sommet, on a 90 % de rameaux morts ; la probabilité d'avoir un couple de rameaux vivants sur une tige donnée étant seulement de 1 %, ce qui oblige à multiplier par cent le nombre de tiges pour avoir le même échantillonnage qu'à dix étages du sommet.

Pratiquement, la mesure du fonctionnement doit s'opérer en deçà du vingtième étage sous le sommet.

Etude de la liaison moyenne-variance (en entre-nœuds) pendant la croissance du Robusta 126

On a mesuré la variance intratige v et la moyenne X des couples de rameaux vivants disponibles à 5, 10, 15, 20, 25, 30 étages du sommet.

Variance intratige « v »

$$v = 0,0158 (X \pm X^2)$$

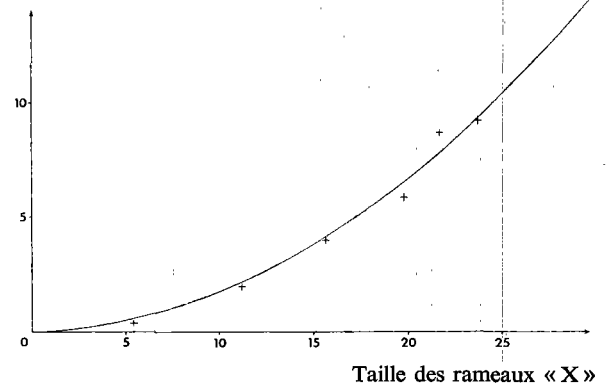


Fig. 9. — Clone Robusta 126. Evolution de la variance des rameaux en fonction de leur taille

Cela donne la liaison suivante (fig. 9)

$$v = 0,0158 (X + X^2) \quad (r = 0,99)$$

L'amortissement des méristèmes plagiotropes est donc :

$$b = \frac{1 - 0,0158}{1 + 0,0158} = 0,969$$

On peut comparer les figures 9 et 5. On remarquera dans le cas de la figure 9 que la dispersion des points observés est réduite du fait de l'augmentation de la taille de l'échantillon.

Les valeurs estimées de l'amortissement par les deux méthodes sont toutefois identiques.

Le fait que la liaison moyenne-variance par couple de rameaux d'un même étage soit la même que celle des rameaux de même âge, mais appartenant à des tiges différentes, montre l'indépendance des accroissements entre les méristèmes d'un même arbre. En effet, la variance par couple serait notablement diminuée en cas de liaison.

Etude du fonctionnement de la cime du Robusta 126

Le tableau IV donne les valeurs de la moyenne X , des variances V et v , à dix, quinze, vingt étages du

TABLEAU IV

Données architecturales de la cime				Calcul des paramètres de fonctionnement des méristèmes		
Etage K =	Moyenne X =	Variance intratige v =	Variance intertiges V =	Activité tige P =	Amortissement rameau b =	Rapport de rythmes W =
10	11,2	1,9	2,1	0,97	0,972	1,33
15	15,7	4	4,2	0,97	0,969	1,41
20	19,8	5,9	7,6	0,78	0,971	1,16
				0,91 *	0,97 *	1,3 *

* Moyenne des 3 étages.

sommet pour des échantillons de 230 tiges en moyenne, ainsi que les paramètres du fonctionnement de la cime du clone Robusta 126.

Les variations observées d'un étage à l'autre sur les paramètres de fonctionnement sont du même ordre que celles prévues par les simulations sur la taille de l'échantillon choisi (230 cimes par étage).

On peut donc considérer l'amortissement des rameaux, l'activité des tiges et les rapports de rythmes de croissance comme invariants.

Si on calcule maintenant les taux de couplages des tiges d'un même pied par la formule :

$$R = \frac{V - V'}{V - v}$$

V' étant la variance des rameaux d'une même souche toutes tiges confondues, on a :

Etage	Couplage
10	0,70
15	0,25
20	0,10
moyenne	R = 0,35

On notera que l'on obtient par cette méthode exactement les mêmes résultats pour le clone 126 que ceux du chapitre précédent, en ce qui concerne le fonctionnement des tiges et des rameaux.

La différence essentielle entre les deux méthodes est que la première nécessite deux années d'observation et la deuxième deux semaines de mesure.

Simulation de la distribution du nombre d'entre-nœuds des rameaux aux étages considérés

Sur la figure 10, on peut comparer les histogrammes des distributions du nombre d'entre-nœuds par rameau aux étages dix, quinze, vingt, sous le sommet. Les données de la simulation sont :

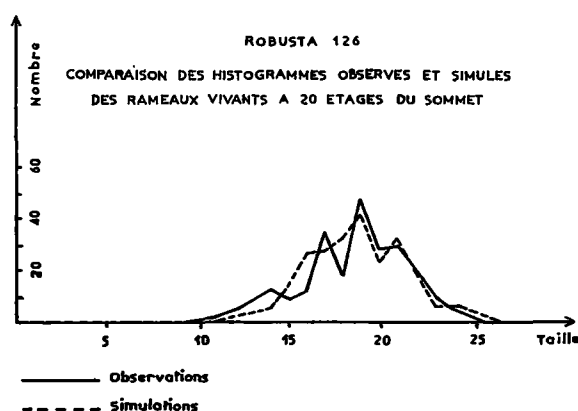
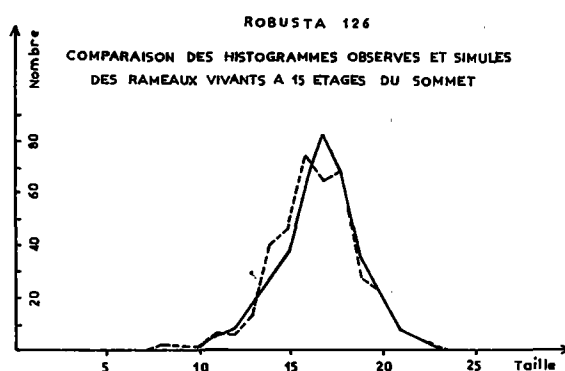
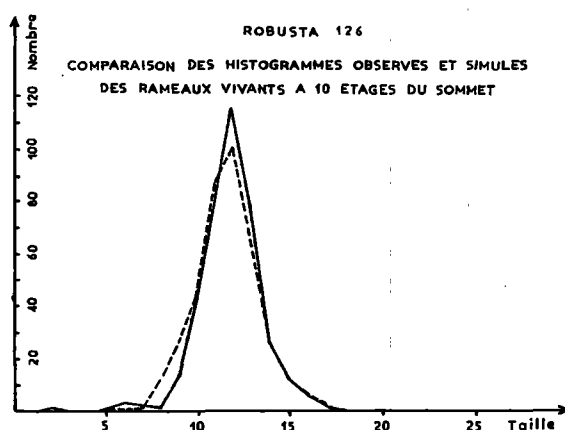


Fig. 10. — Comparaison des histogrammes observés et simulés des rameaux vivants

- l'activité calculée des méristèmes orthotropes :
 $P = 0,9$
- l'amortissement des méristèmes plagiotropes :
 $b = 0,97$
- le rapport des rythmes de croissance :
 $w = 1,3$.

On voit que la simulation restitue parfaitement le phénomène dans sa variabilité. Il n'y a pas de différence entre les données observées et les simulations.

On observe l'augmentation parallèle de la moyenne et de la variance de la distribution des rameaux.

Données récapitulatives du fonctionnement de la cime de quatre clones Robusta (126, 182, 197, 181)

Le tableau V donne le fonctionnement moyen calculé par la méthode précédente pour quatre clones Robusta.

On observe des différences très significatives à tous les niveaux de fonctionnement.

Les rapports de rythmes peuvent être à l'avantage de la tige (197) ou des rameaux (126) selon le clone.

L'activité de la tige peut être relativement basse (197) ou très élevée (182).

L'amortissement des rameaux peut être fort (126)

TABLEAU V

Numéro du clone	Activité orthotrope P	Amortissement plagiotrope b	Rapport des rythmes W
126	0,90	0,970	1,3
197	0,83	0,984	0,9
182	0,95	$1 - \varepsilon(K)$	1,2
181	0,87	0,98	1,0

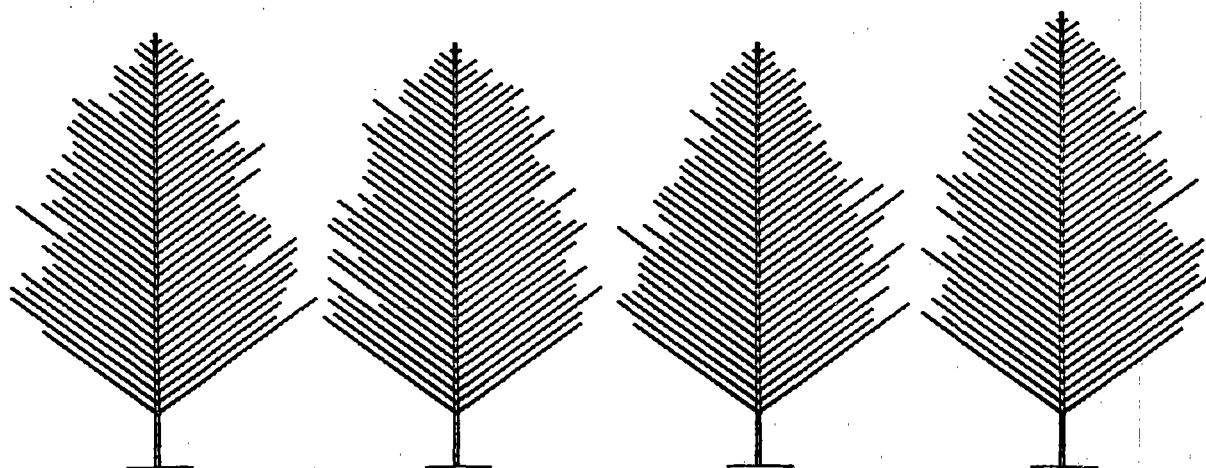
ou faible (197), et même variable d'un étage à l'autre (182). Chez ce dernier clone, on constate que la vigueur des rameaux augmente avec leur rang de formation jusqu'à prendre un amortissement quasi nul ($b = 1$).

Simulation de l'architecture des trois clones 126, 182, 197

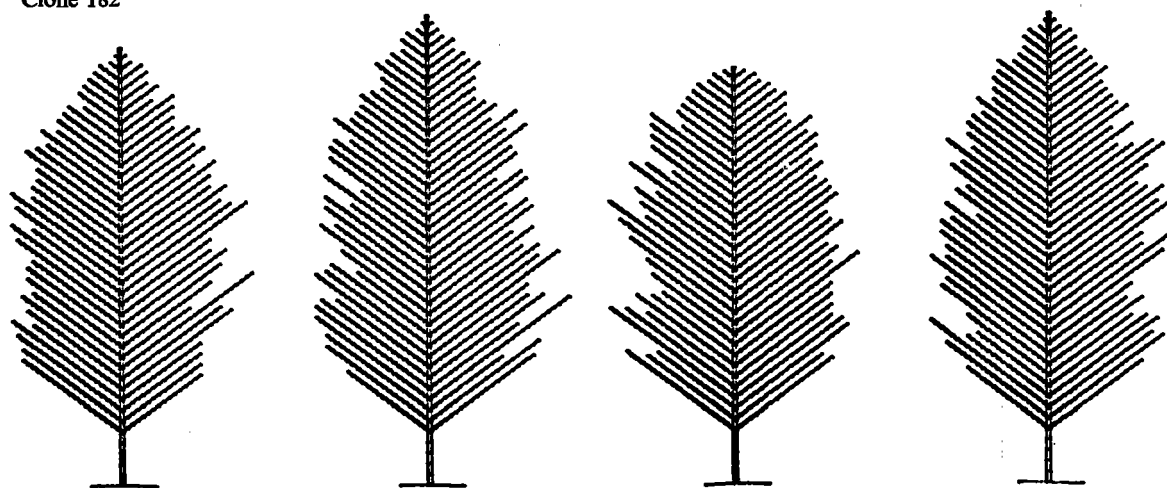
La figure 11 montre les tracés réalisés par le micro-ordinateur de quatre caféiers aléatoires d'un même clone selon leur fonctionnement propre, par la méthode de Monte-Carlo. Il faut noter que les dessins sont réalisés pour l'instant à longueur d'entre-nœud constant, afin de mieux visualiser le fonctionnement de la cime. Les différences architecturales entre clones parlent ici d'elles-mêmes.

Fig. 11. — Quatre réalisations aléatoires des clones Robusta 126, 182, 197 (dimension 45)

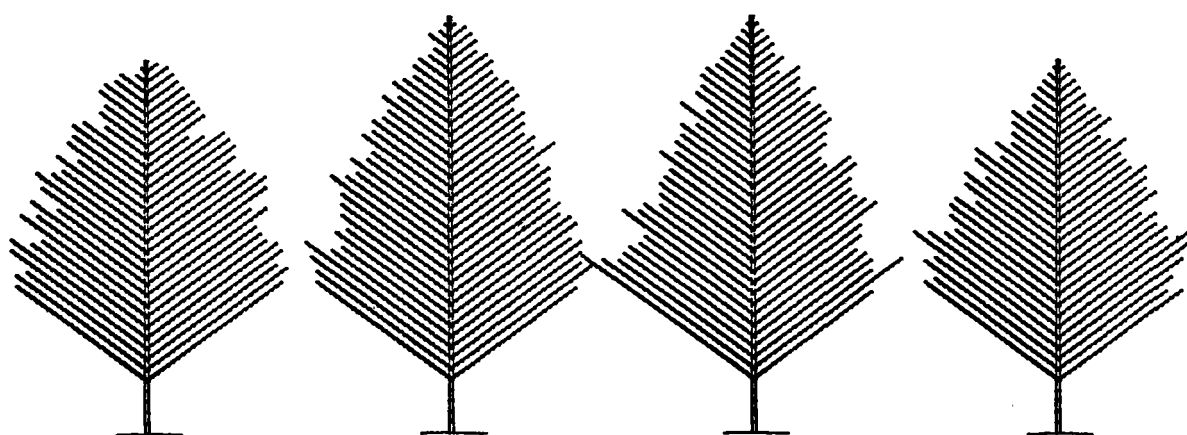
Clone 126



Clone 182



Clone 197



CONCLUSION

Le présent travail est une approche du fonctionnement aléatoire des méristèmes orthotropes et plagiotropes du caféier Robusta. L'étude en temps réel menée sur deux ans de la croissance de la cime montre que l'on peut, avec une excellente approximation, comparer le fonctionnement aléatoire à des séries d'épreuves de Bernouilli variables.

La période de croissance d'un méristème est composée d'une série d'unités de temps correspondant au temps minimal nécessaire à l'élaboration d'un entre-nœud.

Pour un méristème d'un âge donné, il faut associer une probabilité de réalisation de l'entre-nœud. L'unité de temps est appelée « unité de dimension »

et la probabilité associée, « activité » du méristème.

La dimension d'un méristème est donc la somme des tests de croissance subis depuis sa formation, l'activité de ce méristème étant la probabilité de faire un entre-nœud supplémentaire, à un âge donné. On montre que l'activité est constante pour les tiges d'un clone et amortie pour les rameaux. Le fonctionnement aléatoire des méristèmes engendre une variabilité architecturale de la cime entièrement calculable à partir des notions d'« activité » et de « dimension ». Réciproquement, la technique de l'analyse statistique de la cime permet de remonter directement au fonctionnement des méristèmes sans passer par l'étude en temps réel. Ceci permet un gain considérable de temps dans l'approche de l'architecture de l'arbre.

Les données de fonctionnement de la cime sont donc :

1) L'activité du méristème orthotrope (constante).

2) L'activité des méristèmes plagiotropes, qui ne dépend que de l'âge (amortie).

3) Le rapport des rythmes de croissance tige-rameaux.

4) Le nombre d'unités de dimensions écoulées par unité de temps.

Ces quatre paramètres directement calculables par l'analyse mathématique de la cime permettent par simulation de construire des caféiers ayant les mêmes caractéristiques en moyenne et en variabilité que l'échantillon observé.

Les clones analysés par cette méthode montrent entre eux des différences significatives à tous les niveaux.

Dans cette étude, la mortalité des méristèmes est supposée nulle. L'étape suivante est l'intégration des processus de mortalité dans la réalisation de l'architecture de l'arbre à partir du fonctionnement des méristèmes.

Je remercie M. BOUCHON du CNRF et M. Hallé de l'Institut de botanique de Montpellier, dont les remarques m'ont permis d'améliorer ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- BELL. — Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. *Journal of Arnold Arboretum* (Cambridge Mass.), vol. 55, 1974.
- BELL. — Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. Lindenmayer, Rosenberg; North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- FISHER, HONDA. — Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree. 1977.
- FRIJTERS, LINDENMAYER. — Paracladial systems. Lindenmayer, Rosenberg. North Holland Company (Amsterdam), 1976.
- HALLÉ, OLDEMAN. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson et Cie (Paris), 1970.
- HALLÉ, OLDEMAN, TOMLINSON. — Tropical trees and forests, an architectural analysis. Springer verlag (Berlin), 1978.
- HONDA, FISHER. — Tree branch angle. Maximising effective leaf area. *Science*, vol. 199, 1978, p. 888-890.
- LUCK. — Elementary behavioural rules as a foundation for morphogenesis. *J. theor. Biol.* (Londres), 54, 1975, p. 23-24.
- MOENS. — Les bourgeons végétatifs et génératifs du *Coffea canephora* Pierre. Etude morphologique et morphogénétique. Institut Carnoy et Louvain, Lab. cyt. et bot., 15 déc. 1961, 244 p.
- MOENS. — Etude écologique du développement génératif et végétatif des bourgeons de *Coffea canephora* Pierre. *INEAC* (Bruxelles), série scientifique, n° 96, 1962, 103 p. 16 × 25.
- REFFYE (de). — Modélisation et simulation de la verse du caféier, à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 4, oct.-déc. 1976, p. 251-272.
- REFFYE (de). — Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. Thèse doctorat ès science n° 2193, Université de Paris-Sud (1979).
- REFFYE (de), SNOECK. — Modèle mathématique de base pour l'étude et la simulation de la croissance et de l'architecture du *Coffea robusta*. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XX, n° 1, janv.-mars 1976, p. 11-32.
- ROUANE. — Un modèle de la ramification de la croissance végétale en tant qu'image de la différenciation cellulaire. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), t. 285, 26 sept. 1977.
- SNOECK, REFFYE (de). — Influence des engrais sur l'architecture et la croissance du caféier Robusta. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXIV, n° 4, oct.-déc. 1980, p. 259-266.

REFFYE (Ph. de). — **Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. I. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104, 11 fig., 5 tabl., 35 réf.

Cette étude a été réalisée sur trois clones de caféier Robusta (n°s 126, 182, 197) cultivés, dans les parcelles de l'IFCC en Côte d'Ivoire, sur quatre tiges, à une moyenne de 1 300 pieds/ha. Les mesures ont été faites dans la phase linéaire de croissance à l'âge de cinq ans.

La simulation spatiale, c'est-à-dire le tracé de l'arbre selon les lois du modèle mathématique, a été réalisée à l'aide du micro-ordinateur H. P. 9825A (15KRAM) doté des ROM usuels et relié au traceur H. P. 9862A, qui permet de dessiner le caféier lors du déroulement du programme.

Dans ce travail, la construction de la plante est faite à partir du fonctionnement de ses méristèmes qui peuvent être en trois états possibles (dormance, croissance, mortalité). Une étude du fonctionnement aléatoire des méristèmes orthotropes et plagiotropes est faite. Ce fonctionnement aléatoire des méristèmes engendre une variabilité architecturale des cimes entièrement calculable à partir des deux notions d'« activité » et de « dimension ».

En se basant sur quatre paramètres responsables du fonctionnement de la cime (activité du méristème orthotrope, activité des méristèmes plagiotropes, rapport des rythmes de croissance tige-rameaux, nombre d'unités de dimensions écoulées par unité de temps), on peut, par simulation, construire des caféiers ayant les mêmes caractéristiques en moyenne et en variabilité que l'échantillon observé.

REFFYE (Ph. de). — **Aleatorisches mathematisches Modell und Simulierung des Wachstums und der Architektur des Kaffeebaums Robusta. I. Untersuchung der Wirkungsweise der Meristeme und des Wachstums der vegetativen Achsen.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104, 11 fig., 5 tabl., 35 réf.

Diese Untersuchung wurde an drei Klonen eines Kaffeebaums Robusta (n°s 126, 182, 197) vorgenommen die in den Parzellen des IFCC in der Elfenbeinküste auf vier Stengeln bei einem Durchschnitt von 1300 Stöcken/ha kultiviert wurden. Die Messungen erfolgten in der Linearphase des Wachstums im Alter von fünf Jahren.

Die räumliche Simulierung d. h. das Umreissen des Baums gemäss dem mathematischem Modell wurde mittels eines Microcomputers HP 9825A (15KRAM) verwirklicht welcher mit dem üblichen ROM ausgestattet und mit dem Markierer HP 9862 A verbunden war, der erlaubte den Kaffeebaum während der Abwicklung des Programms zu umreissen.

Bei dieser Arbeit erfolgt der Entwurf der Pflanze ausgehend von der Wirkungsweise dieser Meristeme die sich in drei Zuständen befinden können : der Nichtentwicklung, des Wachstums, der Sterblichkeit. Die aleatorische Wirkungsweise der orthotropen und plagiotropen Meristeme wird untersucht. Diese aleatorische Wirkungsweise der Meristeme erzeugt eine architekturelle Veränderlichkeit der Gipfel die auf der Grundlage der beiden Begriffe Aktivität und Dimension total berechenbar ist.

REFFYE (Ph. de). — **Random mathematical model and simulation of growth and structure of the coffee tree Robusta. I. Study of behaviour of meristems and growth of the vegetative axes.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104, 11 fig., 5 tabl., 35 réf.

This study was carried out on three Robusta coffee tree clones (n°s 126, 182, 197) cultivated on the IFCC plots in Ivory Coast, with four stems, at an average of 1 300 plants/ha. Measurements were made during the linear phase of growth at the age of five years.

Spatial simulation, that is, the representation of the tree according to the rules of mathematical modelling, was obtained with the aid of an H. P. 9825 A (15KRAM) microcomputer provided with the usual peripherals and connected to an H. P. 9862A plotter, which enabled the coffee tree to be drawn during the implementation of the programme.

In this work, the plant was constructed from the behaviour of its meristems which can be in three possible stages (dormancy, growth, death). A study of the random behaviour of the orthotropic and plagiotropic meristems was carried out. This random behaviour of the meristems engendered structural variability in the tops which is completely calculable from the two notions of « activity » and of « dimension ».

On the basis of the four parameters responsible for the functioning of the tree top (activity of the orthotropic meristem, activity of plagiotropic meristems, the ratio of stembranch growth rates, number of elapsed dimensional units/time units), simulation enables coffee trees to be constructed with the same variability and average characteristics as the observed sample.

REFFYE (Ph. de). — **Modelo matemático aleatorio y simulación del crecimiento y de la estructura del café Robusta. I. Estudio del funcionamiento de los meristemas y del crecimiento de los ejes vegetativos.** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXV, n° 2, avril-juin 1981, p. 83-104, 11 fig., 5 tabl., 35 réf.

Este estudio ha sido realizado mediante tres clones de café Robusta (n°s 126, 182, 197) cultivados en las parcelas del IFCC en Costa de Marfil, con cuatro tallos, con un promedio de 1 300 pies/ha. Las mediciones han sido efectuadas en la fase lineal de crecimiento a la edad de cinco años.

La simulación espacial, es decir el trazado del árbol según las leyes del modelo matemático, ha sido realizado por medio del micro computador H. P. 9825A (15KRAM) dotado de los ROM usuales y conectado con el trazador H. P. 9862A que permite diseñar el café durante el desarrollo del programa.

En este trabajo, la construcción de la planta se efectúa a partir del funcionamiento de estos meristemas, que pueden encontrarse en tres estados posibles (dormición, crecimiento, mortalidad). Ha sido efectuado un estudio del funcionamiento aleatorio de los meristemas ortotropos y plagiotropos. Este funcionamiento aleatorio de los meristemas engendra una variabilidad estructural de las cimas que puede ser totalmente calculable a partir de las dos nociones de « actividad » y de « dimensión ».

Auf der Grundlage der vier für die Wirkungsweise der Gipfel verantwortlichen Parameter (Tätigkeit des orthotropen Meristems, Tätigkeit der plagiotropen Meristems, Beziehung der Wachstumsrhythmen Stengel-Zweige, Zahl der pro Zeiteinheit verstrichenen Dimensionseinheiten) kann man durch Simulation Kaffebäume entwerfen welche im Durchschnitt und in der Veränderlichkeit die selben Charakteristiken besitzen als das untersuchte Muster.

Fundándose en cuatro parámetros responsables del funcionamiento de la cima (actividad del meristema ortotropo, actividad de los meristemas plagiotropos, relación de los ritmos de crecimiento tallo-ramas, número de unidades de dimensiones transcurridas por unidad de tiempo), existe la posibilidad, por simulación, de construir los cafetos que presentan las mismas características de promedio y en variabilidad que la muestra observada.